蝶と蛾　*Lepidoptera Science* **65** (4): 150–157, December 2014

サトキマダラヒカゲとヤマキマダラヒカゲの人工雑種

北原　曜

396-0014　長野県伊那市狐島4224-1

Artificial hybrids between *Neope goschkevitschii* (Ménétriès, 1857) and *N. niphonica* Butler, 1881 (Lepidoptera, Nymphalidae)

Hikaru KITAHARA

Kitsunejima 4224-1, Ina-shi, Nagano, 396-0014 Japan

Abstract　*Neope goschkevitschii* and *N. niphonica* are closely related species that occur sympatrically in various areas of Japan. In order to verify the possible existence of natural hybrids and genetic introgression between these species, artificial hybridization and backcrossing experiments were conducted by hand pairing. The results showed that adult male and female F1 hybrid individuals of both species were not capable of reproducing and that genetic introgression between these species must not occur in the natural environment.

Key words　artificial hybrid, backcross, hand pairing, interspecific mating, *Neope*.

はじめに

サトキマダラヒカゲ*Neope goschkevitschii* (Ménétriès), 1857（以下，サト）とヤマキマダラヒカゲ*N. niphonica* Butler, 1881（以下，ヤマ）は，高橋(1968)により成虫斑紋のほか幼虫の形態や分布の違いなどから，当初，キマダラヒカゲの山地型と平地型として識別されたのち，高橋(1970)によりこの二つの型が形態面および生態面が大きく異なるとして，2種に分割された種である．その後，Saitoh *et al.* (1981)や斎藤・高橋(1997)は両種の染色体数を調査し，サトがn=46であるのに対してヤマがn=28で，両種は染色体数も全く異なることを報告し，遺伝学的にも両種が別種であることが裏付けられた．

これと並行して，両種の分布や生態の違いも急速に明らかにされた(高橋1973, 1979, 1988など)．特に，ヤマについては千葉県房総半島や離島などで地理的変異が顕著に認められるため，幼生期の生態も含めた検討も継続的に行われてきた(高橋･青山1981，高橋1990a, b, 1991, 1998など)．一方，サトについては，成虫の斑紋の地理的変異が小さいためか詳細な検討は行われていないが，谷(1983)は蛹休眠に関与する光周反応が地域により異なることを報告している．サトの分布については，本州以南では温暖地に普通に産することから報告が少なく，白水(2006)では離島を除き北海道から九州まで普遍的に分布するとしている．しかし，サトは山岳域などでは決して普遍的な分布をしているわけではなく，黒田(2010)が示したように，北海道地域では少なくとも中央部などの内陸は分布が空白となっている．

一連の研究により，両種について我が国および離島や周辺地域の分布状況と地理的変異，あるいは成虫や幼生期の生態的な違いがかなり明確になってきている．しかし，両種の混棲地あるいは分布が接する場所は全国各地にあり，そこで両種はどのように生殖的隔離を行っているのかについては未解明な点が多い．特に，両種間の交雑の可能性や自然雑種の存在の可能性については全く報告がない．この点について，高橋（1968）は，「両者を人工的に交尾・産卵させてみれば，実験的にある程度の証明ができると思う」と述べ今後の交雑実験を期待したが，交雑方法が未開発だったこともありその後の進展はない．

そこで本研究では，両種の近縁度および自然雑種の存在と遺伝子浸透の可能性を明らかにするため，両種の交雑実験を行い人工雑種第一代F1形成の有無と，得られたF1の戻し交配実験を行いその生殖能力の有無を明らかにすることを目的とした．

材料および方法

交雑実験に使用したサトおよびヤマの母蝶採集地を表1に示す。サトの母蝶は，長野県伊那市内各地とその周辺地域および京都市の個体を，ヤマの母蝶は，同じく長野県伊那市内各地とその周辺地域および札幌市の個体を使用した．両種とも交雑に用いた個体は，主に母蝶から採卵し1～2代累代飼育した個体としたが，一部野外採集の♂個体も使用した．これらの産地のうち両種の混棲地は，伊那市高遠芝平と南牧村野辺山の2カ所で，両産地におけるサトとヤマ成虫の個体数比率はほぼ1:1である．他の産地はいずれも単棲地である．混棲地と単棲地の個体を使用した理由は，混棲と単棲で交雑結果に差があるかどうか調べるためである．

交雑方法は全てハンドペアリングとした．同種同士および種間ともハンドペアリングによる交配は容易であった．同

表1. 交雑実験に使用したサトキマダラヒカゲとヤマキマダラヒカゲの採集地.
Table 1. Original locality information of laboratory populations of *Neope goschkevitschii* and *N. niphonica* used in the study.

Species	Locality	Latitude/longitude	Elevation(m)	Sympatric*
N. g.	Nobeyama, Minamimaki, Nagano	35.9N/138.5E	1450	*
	Takato-shibira, Ina, Nagano	35.9N/138.2E	1350-1680	*
	Tera-kanisawa, Ina, Nagano	35.9N/138.0E	870	
	Nishiminowa, Ina, Nagano	35.9N/137.9E	820	
	Shimokawate, Ina, Nagano	35.8N/138.0E	690	
	Masumigaoka, Ina, Nagano	35.8N/137.9E	790	
	Hongo, Iijima, Nagano	35.7N/137.9E	590	
	Fushimi-momoyama, Kyoto	34.9N/135.8E	60	
N. n.	Hoheikyo, Sapporo, Hokkaido	42.9N/141.2E	390	
	Kaida-higesawa, Kiso, Nagano	36.0N/137.6E	1190	
	Nobeyama, Minamimaki, Nagano	35.9N/138.5E	1450	*
	Takato-shibira, Ina, Nagano	35.9N/138.2E	1350-1680	*
	Tera-sawayama, Ina, Nagano	35.9N/138.0E	1000	

*：*N. g.* and *N. n.* are distributed in same locality.

種同士および種間でケージペアリングも各5組試みたが，同種同士であっても全て交尾に至らなかった．両種ともケージペアリングは難しいと考えられる．種間交雑は，ヤマ♀×サト♂を13組，サト♀×ヤマ♂を14組行った．なお以下では，ヤマ♀×サト♂を正交配，サト♀×ヤマ♂を逆交配と呼ぶことにする．正逆交配で得られた人工雑種第一代F1♂♀は，それぞれサトとヤマの累代個体を相手として合計18組の戻し交配を行い，F1の生殖能力の検定を行った．幼虫に与えた餌は主にミヤコザサで，一部その他のササ属やヤダケなどを与えたが，全て支障なく成育した．交雑実験は2012～2014年に行った．

結果および考察

1. 正逆交配による雑種形成

表2と3に正逆交配の結果を示す．正交配(表2)では，13組を交配させた結果，袋がけ飼育のため孵化数が把握できなかった場合を除き，孵化率は平均40.1%，レンジは7～96%で，個体間あるいは産地間の組み合わせにより大きな違いがあった．その後の成長についても，正常な蛹数を孵化数で除した蛹化率は平均40.8%，レンジは0～83%で，これも大きな違いがあった．13組の組み合わせのうち，正常に羽化した個体は124♂65♀で，♂が♀の2倍ほど多かった．全羽化数に占める正常羽化個体数の割合は，♂も♀も88%前後で，奇形や羽化失敗となる率はそれほど大きくはなかった．結局，正常羽化個体数を産卵数で除した正常羽化率は15.0%で低く，交雑の影響が明確に出ていると考えられる．

一方の逆交配(表3)では，14組の孵化率は平均2.4%で，うち10組は孵化率0%であった．これらの逆交配の結果は，正交配に比べると明らかに低かった．しかし，一部の組み合わせでは正交配に近い孵化率であった．蛹化に至った3組について，正常な蛹数を孵化数で除した蛹化率は平均57.8%であった．正常に羽化した個体は6♂1♀で，正交配と同様，♂が♀より多かった．正常羽化個体数を産卵数で除した正常羽化率は0.4%で，正交配に比べ著しく低かった．

混棲地と単棲地の組み合わせについてみると，正交配では2組が混棲地ヤマ♀×単棲地サト♂，7組が単棲地同士，4組が混棲地同士であるが，単棲地同士と混棲地同士では正常羽化率が11%前後で差がなかった．しかし，2組の混棲地ヤマ♀×単棲地サト♂は孵化率と正常蛹化率がやや高かった．一方，逆交配では6組が単棲地同士，7組が混棲地同士，1組だけが単棲地と混棲地を交配して羽化したサト♀×混棲地ヤマ♂であるが，このうち単棲地同士の4組が孵化しただけで，他の2組の単棲地同士および混棲地同士や単棲地と混棲地を交配して羽化したサト♀×混棲地ヤマ♂は孵化しなかった．以上のように，両親の組み合わせが混棲地間，単棲地間，または混棲地と単棲地間とでは交雑結果に差は少なかったと考えられた．また，産地による孵化率や正常羽化率の高低もないと考えられる．

ただし，正交配2組の混棲地ヤマ♀×単棲地サト♂と逆交配2組の単棲地同士は他の組み合わせと比較して高い孵化率と正常羽化率であり，これらの違いは，産地間というよりは個体変異によるものと推定される．

2. 雑種個体の幼虫・蛹形態

図1に両種および正交配F1の終齢幼虫を示す．図示のように，F1終齢幼虫の概形は，サトより細長いがヤマより太短

表2. 正交配(ヤマキマダラヒカゲ♀×サトキマダラヒカゲ♂)の組み合わせのハンドペアリング法による産地別の交雑結果.
Table 2. Results of interspecific mating by hand pairing between *Neope niphonica* ♀ and *N. goschkevitschii* ♂.

Locality		Total No. eggs laid	No. hatched eggs (% hatchability)	No. pupa (% pupation)*	No. normal adults	Normal emergence (%)**	Hybrid i.d. symbol
N. n. Female	*N. g.* Male						
Takato-shibira	Shimokawate	75	n. e.	24 (88.9***)	10♂12♀	29.3	
Takato-shibira	Shimokawate	89	n. e.	50 (86.2***)	20♂18♀	50.9	
		25	24 (96.0)	20 (83.3)	16♂4♀		A
Tera-sawayama	Masumigaoka	55	4 (7.3)	0		0	
Hoheikyo	Tera-kanisawa	69	6 (8.7)	3 (50.0)	1♂1♀	2.9	
Hoheikyo	Masumigaoka	95	27 (28.4)	16 (59.3)	12♂2♀	14.7	B
Hoheikyo	Masumigaoka	108	35 (32.4)	9 (25.7)	8♂1♀	8.3	
Hoheikyo	Masumigaoka	110	33 (30.0)	21 (63.6)	14♂6♀	18.2	C
Tera-sawayama	Hongo♀×Masumigaoka♂	58	39 (67.2)	22 (56.4)	12♂1♀	22.4	
Tera-sawayama	Hongo♀×Masumigaoka♂	54	34 (63.0)	5 (14.7)	1♂1♀	3.7	
Takato-shibira	Takato-shibira	108	58 (53.7)	34 (58.6)	17♂10♀	25.0	D
Takato-shibira	Takato-shibira	112	47 (42.0)	17 (36.2)	9♂	8.0	
Takato-shibira	Takato-shibira	14	1 (7.1)	0		0	
Takato-shibira	Takato-shibira	112	51 (45.5)	21 (41.2)	4♂9♀	11.6	

* Number of normal pupae/Number of hatched eggs.
** Number of normal adults/Number of eggs laid.
*** Number of normal pupae/Number of 3rd instar larvae.
Hybrid i.d. symbol: F1 hybrids used in backcross experiments (See Table 4).

表3. 逆交配(サトキマダラヒカゲ♀×ヤマキマダラヒカゲ♂)の組み合わせのハンドペアリング法による産地別の交雑結果.
Table 3. Results of interspecific mating by hand pairing between *Neope goschkevitschii* ♀ and *N. niphonica* ♂.

Locality		Total No. eggs laid	No. hatched eggs (% hatchability)	No. pupa (% pupation)*	No. normal adults	Normal emergence (%)**	Hybrid i.d. symbol
N. g. Female	*N. n.* Male						
Fushimi-momoyama	Tera-sawayama	105	0			0	
Masumigaoka	Hoheikyo	156	1 (0.6)	0		0	
Masumigaoka	Hoheikyo	146	1 (0.7)	1 (100)	1♂	0.7	
Masumigaoka	Hoheikyo	153	10 (6.5)	4 (40.0)	1♂1♀	1.3	
Hongo	Kaida-higesawa	115	30 (26.1)	10 (33.3)	4♂	3.5	E
Hongo ♀×Masumigaoka ♂	Tera-sawayama	127	0			0	
Takato-shibira	Takato-shibira	139	0			0	
Takato-shibira	Takato-shibira	34	0			0	
Takato-shibira	Takato-shibira	131	0			0	
Masumigaoka ♀ ×Takato-shibira ♂	Takato-shibira	145	0			0	
Nobeyama	Nobeyama	114	0			0	
Nobeyama	Nobeyama	135	0			0	
Nobeyama	Nobeyama	100	0			0	
Nobeyama	Nobeyama	102	0			0	

* Number of normal pupae/Number of hatched eggs.
** Number of normal adults/Number of eggs laid.
Hybrid i.d. symbol: F1 hybrids used in backcross experiments (See Table 4).
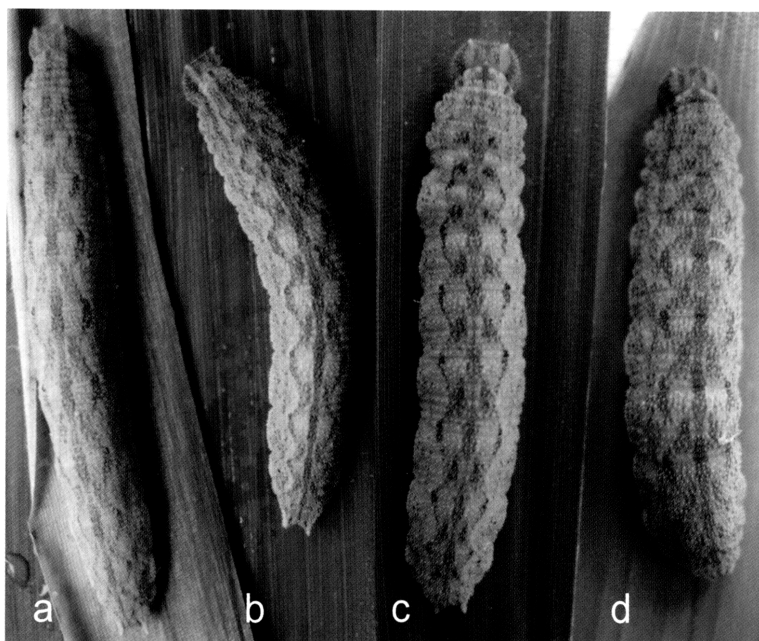
図1. ヤマキマダラヒカゲ，正交配F1，サトキマダラヒカゲの終齢幼虫.

Fig. 1. Mature larvae of *Neope niphonica*, F1 hybrid, and *N. goschkevitschii*. a: *N. n.*; b,c: F1 hybrids (*N. n.* ♀ × *N. g.* ♂); d: *N. g.*

図2. ヤマキマダラヒカゲ，正交配F1，サトキマダラヒカゲの蛹.

Fig. 2. Pupae of *Neope niphonica*, F1 hybrid, and *N. goschkevitschii*. a: *N. n.*; b: F1 hybrids (*N. n.* ♀ × *N. g.* ♂); c: *N. g.*

く，両種の中間的概形である．またF1終齢幼虫の体色も，サトは黄色味が強いのに対して赤色味がやや強いが，ヤマほど赤色味が強くなく，やはり中間的色彩である．背部や亜背部の斑紋と地色とのコントラストも，F1終齢幼虫はサトとヤマの中間である．

図2に両種および正交配F1の蛹を示す．蛹の翅部や腹部背面などにある黒色斑紋は，両種とも変異が多いため，図では各5頭ずつを背面，側面，腹面などを向けて示した．図示のように，変異はあるものの正交配F1は概ね両種の中間的な黒色斑紋となっている．

3. 雑種個体の成虫形態

図3と図4に正逆交配によるF1成虫について春型と夏型に分けて示す．ただし，逆交配F1は羽化個体数が少ないため，春型は得られていない．春型，夏型とも正交配F1は，前翅表中室付近の筋状黄色斑の太さや1b室の黄色斑中の黒点，後翅裏の基部付近の3円紋の配置などが，両種の中間的となっている．また図4の正交配F1と逆交配F1を比較すると，斑紋がほぼ同じ傾向となっており，判別ができない．

以上のように，正逆交配F1の多くは両種の中間的な斑紋となっているが，サトに近い斑紋からヤマに近い斑紋の個体変異もある．図5に，上段に正交配F1春型，中段に正交配F1夏型，下段に逆交配F1夏型について斑紋の変異を示す．図5の全ての個体が同じF1であるが，左欄がサトに近い斑紋を持つ個体，中央が中間的な斑紋の個体，右欄がヤマに
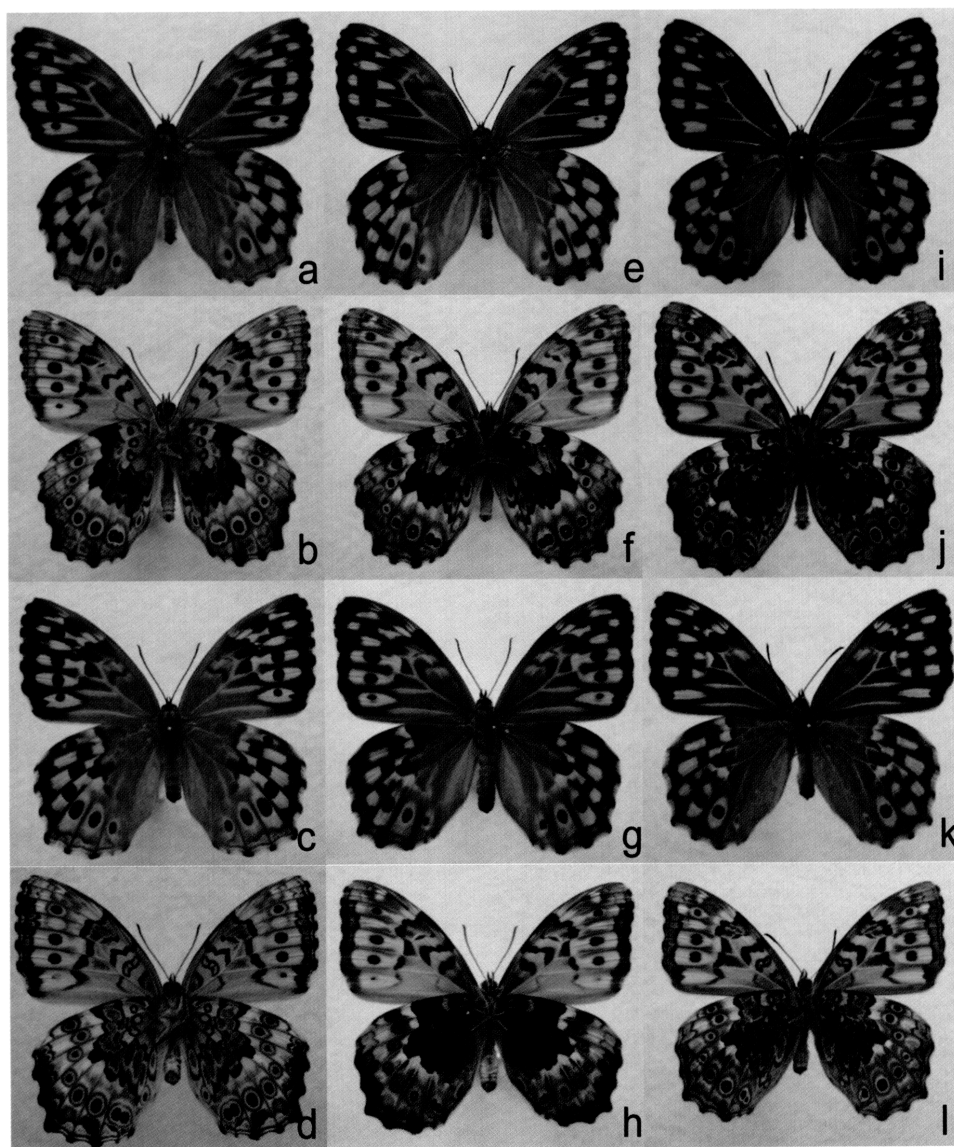
図3.　サトキマダラヒカゲ，F1正交配雑種，ヤマキマダラヒカゲの春型成虫♂♀.
Fig. 3. Male (upper two rows) and female (lower two rows) adults in the spring brood of *Neope goschkevitschii*, F1 hybrids, and *N. niphonica*. a-d: N. g.; e-h: F1 hybrids (*N. n.* ♀ × *N. g.* ♂); i-l: *N. n.*

近い斑紋を持つ個体である．図のように，同じF1でも斑紋変異はかなり認められ，個体によっては両種と判別するのが難しい場合もある．なお，図5の中段と下段で夏型同士を比較すると，正逆交配間の成虫斑紋の違いは明確ではなく，差はないと考えられる．

4. 戻し交配実験の結果

表4に，ヤマ♀×F1♂の5組とサト♀×F1♂の8組，F1♀×ヤマ♂の3組とF1♀×サト♂の2組の結果を示す．表に示したように，F1♂の戻し交配では，ヤマ♀×F1♂の2組で孵化が認められ，そのうち1組だけ正常羽化した個体が1♂あったほかは，他の11組は孵化率0％であった．またF1♀の戻し交配では，全ての組み合わせで産卵数が0であった．この5頭の交尾済みF1♀の採卵試験後，腹部を解剖し卵巣を調べたが，卵は全く形成されていなかった．これとは別に，正逆交配で得られた未交尾F1♀についても10頭の腹部を解剖したが，やはり卵は全く形成されていなかった．F1♂の精巣は未見であるが，以上よりF1は♂♀とも次世代を形成できない，すなわち生殖能力がないと考えられた．
図6に戻し交配で得られた唯一の正常羽化個体BC1を示す．
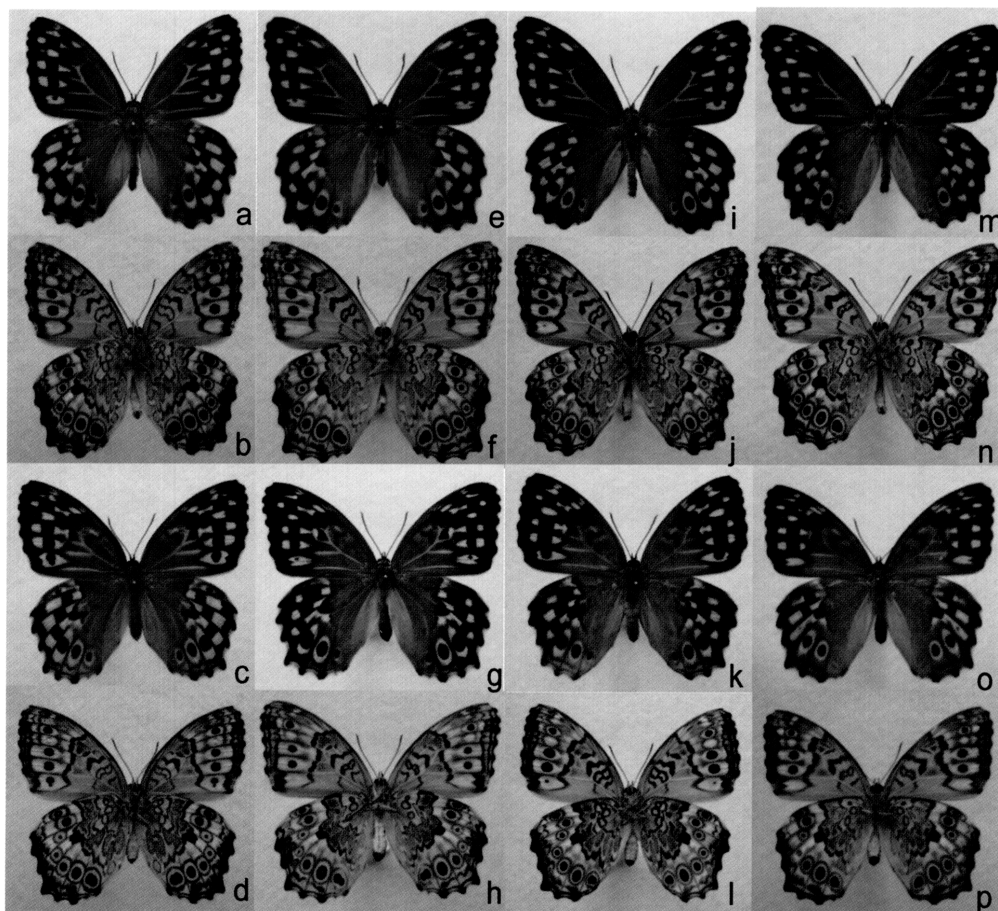
図4. サトキマダラヒカゲ，F1正交配雑種，F1逆交配雑種，ヤマキマダラヒカゲの夏型成虫♂♀.

Fig. 4. Adult males (upper two rows) and females (lower two rows) in the summer brood of *Neope goschkevitschii*, F1 hybrids, and *N. niphonica.*
a-d: *N. g.*; e-h: F1 hybrids (*N. n.* ♀ × *N. g.* ♂); i-l: F1 hybrids (*N. g.* ♀ × *N. n.* ♂); m-p: *N. n.*
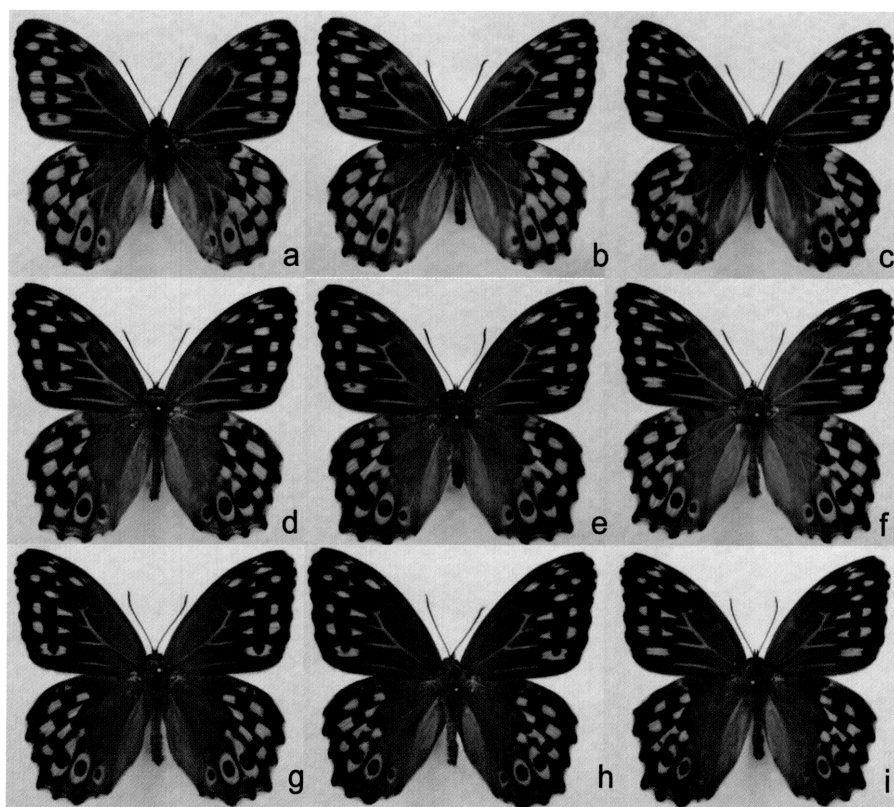
図5. 正交配F1，逆交配F1の成虫♂の変異.

Fig. 5. Variation in adult male F1 hybrids.
a-c: Spring brood of F1 hybrids (*N. n.* ♀ × *N. g.* ♂); d-f: Summer brood of F1 hybrids (*N. n.* ♀ × *N. g.* ♂); g-i: Summer brood of F1 hybrids (*N. g.* ♀ × *N. n.* ♂).
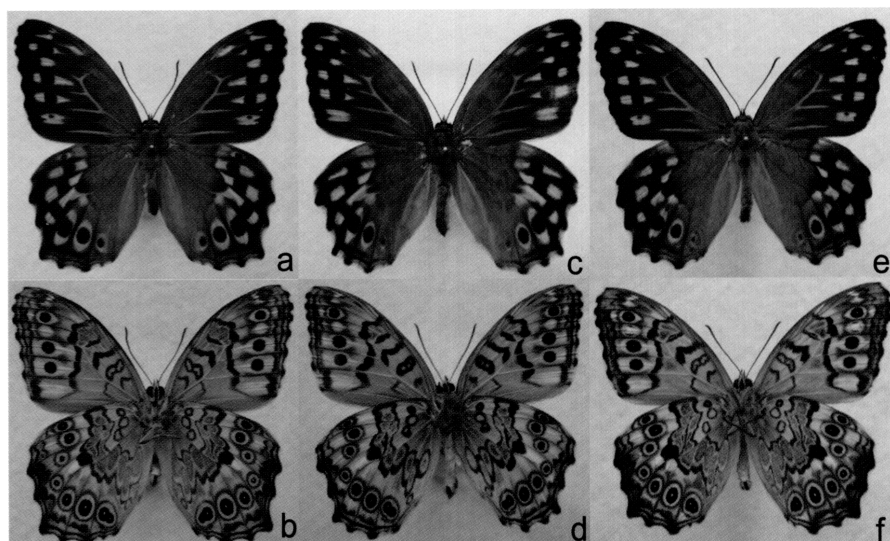
図6. F1正交配雑種，BC1戻し交配雑種，ヤマキマダラヒカゲの夏型成虫♂.

Fig. 6. Summer brood of adult male F1 hybrids, BC1 hybrids, and *N. niphonica.*
a-b: F1 hybrid (*N. n.* ♀ × *N. g.* ♂); c-d: BC1 hybrid (*N. n.* ♀ × (*N. n.* ♀ × *N. g.* ♂) F1♂); e-f: *N. n.*

表4 F1♂♀のハンドペアリング法による戻し交配結果.
Table 4. Results of F1 backcrosses by hand pairing.

Locality or symbol				Total No. eggs laid	No. hatched eggs (% hatchability)	No. pupa (% pupation)*	No. normal adults	% Normal emergence**
Female		Male						
N. n.	Takato-shibira	F1	A	145	0			0
N. n.	Takato-shibira	F1	A	98	0			0
N. n.	Tera-sawayama	F1	A	115	0			0
N. n.	Hoheikyo	F1	B	116	10 (8.6)	3 (30.0)	1♂	0.9
N. n.	Takato-shibira	F1	D	92	1 (1.1)	0		0
N. g.	Hongo	F1	B	115	0			0
N. g.	Hongo ♀ ×Masumigaoka ♂	F1	C	125	0			0
N. g.	Hongo ♀ ×Masumigaoka ♂	F1	C	151	0			0
N. g.	Hongo ♀ ×Masumigaoka ♂	F1	C	106	0			0
N. g.	Hongo ♀ ×Masumigaoka ♂	F1	C	119	0			0
N. g.	Hongo ♀ ×Masumigaoka ♂	F1	E	71	0			0
N. g.	Hongo ♀ ×Masumigaoka ♂	F1	E	127	0			0
N. g.	Hongo ♀ ×Masumigaoka ♂	F1	D	48	0			0
F1	A	*N. n.*	Takato-shibira	0				0
F1	B	*N. n.*	Hoheikyo	0				0
F1	D	*N. n.*	Takato-shibira	0				0
F1	C	*N. g.*	Hongo♀×Masumigaoka ♂	0				0
F1	D	*N. g.*	Nishiminowa	0				0

* Number of normal pupae/Number of hatched eggs.
** Number of normal adults/Number of eggs.
Symbol A-E show the pairing combination in Tables 2 and 3.

ただし，正常と言っても左後翅が軽微な奇形となっている．斑紋は，ヤマ♀との間の戻し交配個体なので，ややヤマに近い．なお，この個体の戻し交配は行わなかった．

5. 自然雑種の可能性

正逆交配および戻し交配の表2～4の結果から，混棲地において自然雑種が発生するならば，正交配のヤマ♀×サト♂である可能性が高いと推定される．しかし，組み合わせにもよるが正交配でも卵から成虫となる率は15%と低く，またF1♂♀は生殖能力がないと考えられるので，自然雑種が発生したとしてもF1限りで遺伝子浸透は起きないと推定される．ただし，交配前隔離がどの程度発達しているのか不明なため，自然雑種の個体数比率は未解明のままである．もともと両種とも個体変異が大きく，しかも判別が難しいためか，これまで自然雑種の報告は全くないが，今後，混棲地や単棲地でも両種が接する地域で採集された個体を精査すれば，自然雑種個体が発見される可能性がある．

おわりに

サトとヤマを種間交雑した結果，正交配であるヤマ♀×サト♂の組み合わせで正常羽化率が平均15%ほどでそれほど高くなかった．逆の組み合わせは正常羽化率がきわめて低かった．これらのことから，自然雑種の可能性はあるもののその割合はそれほど高くないと推定された．また自然雑種が存在する場合は，正交配の組み合わせで生じた可能性が高いと推定された．戻し交配結果からはF1♂♀には生殖能力がほとんどないと考えられ，両種間の遺伝子浸透は起きていないものと考えられた．今後は得られた知見から，混棲地における自然雑種の探索を行い，種間でどの程度交尾が行われているのか調査することが必要である．

末尾ながら，高橋真弓氏にはご自身の貴重な論文を多数ご恵与いただき，また飼育方法や化性について親身になった数々のご教示をいただきました．交雑実験用として，井上大成氏には京都市産サトキマダラヒカゲ母蝶，川田光政氏には札幌市産ヤマキマダラヒカゲ母蝶をご恵送いただきました．以上の方々に深く感謝申し上げます．

引用文献

黒田　哲，2010．北海道日本海側沿岸におけるサトキマダラヒカゲの分布状況．*Butterflies* **52**：16-21.

Saitoh, K., A. Abe, Y. Kumagai and M. Takahashi, 1981. Karyotype differences between two related species of the genus *Neope* (Lepidoptera,Satyridae) from Japan. *Kontyû*, **49**: 302-305.

斎藤和夫・高橋真弓，1997．サトキマダラヒカゲ及びヤマキマダラヒカゲ（本土亜種）の精母細胞染色体．蝶と蛾 **48**：239-242.

白水　隆, 2006. 日本産蝶類標準図鑑. 336pp. 学習研究社, 東京.

高橋真弓，1968．キマダラヒカゲの平地型と山地型に関する問題．昆虫と自然 **3**(12)：2-5.

高橋真弓，1970．日本産キマダラヒカゲ属*Neope*に属する二つの種について．蝶と蛾 **21**：17-37.

高橋真弓，1973．キマダラヒカゲ属2種の幼虫の日周活動．蝶と蛾 **24**：27-31.

高橋真弓，1979．チョウ―富士川から日本列島へ―．243pp. 築地書館，東京．

高橋真弓・青山潤三，1981．房総半島産ヤマキマダラヒカゲについて(I)．蝶と蛾 **32**：29-47.

高橋真弓，1988．日本産蝶類の近縁種をめぐる問題－*Mycalesis*と*Neope*の場合－．*Spec. Bull. Lep. Soc. Jap.*「蝶類学の最近の進歩」**6**：1-34.

高橋真弓，1990a．ヤマキマダラヒカゲの地理的変異．蝶研フィールド **5**(4)：6-20.

高橋真弓，1990b．佐渡島産ヤマキマダラヒカゲの生態的知見と地理的変異．蝶と蛾 **41**：53-65.

高橋真弓，1991．屋久島産ヤマキマダラヒカゲの生態的知見と地理的変異．蝶と蛾 **42**：207-224.

高橋真弓，1998．サハリン産ヤマキマダラヒカゲの分布・生息地と地理的変異．蝶と蛾 **49**：229-241.

Tani, S., 1983. Geographic variation in photoperiodic induction of pupal diapause of *Neope goschkevitschii* Ménétriès (Lepidoptera,Satyridae). *Tyô to Ga* **33**：157-161.

Summary

Neope goschkevitschii (Ménétriès), 1857 and *N. niphonica* Butler, 1881 are closely related species that occur sympatrically in various areas of Japan. In order to verify a possibility of natural hybrids and genetic introgression occurring between these species, artificial hybridization and backcrossing experiments were conducted by hand pairing. For the cross *N. n.* ♀ × *N. g.* ♂, the adult emergence rate to the total number of eggs was 15%, while for the reciprocal cross, that was only 0.4%. In the former combination, the number of normal male adults was twice that of normal female adults. The morphology of all stages of the F1 hybrids was intermediate between both parental species, but some individuals were more similar to one or other of the parents. Of the 18 pairs that were backcrossed, only one male adult with a slightly malformed wing was obtained for the cross *N. n.* ♀ × (*N. n.* ♀ × *N. g.* ♂)♂. The results showed that adult male and female F1 individuals of both species were not capable of reproducing and that genetic introgression between these species must not occur in the natural environment.

(Received October 16, 2014. Accepted November 28, 2014)